

УДК 576.895.122 : 597.554.3

ОПЫТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ
ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА РАЗМНОЖЕНИЕ
И ЧИСЛЕННОСТЬ ДАКТИЛОГИРУСОВ ЛЕЩА

Б. И. Куперман, Р. Е. Шульман

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок;
Ленинградский государственный университет

Дается анализ влияния температуры на сезонную динамику численности дактилологирусов.

ВВЕДЕНИЕ

В ряде работ четко показана зависимость численности дактилологирусов от сезона, от конкретных погодных условий данного года и от географических широт (Бауэр, 1959; Кашковский, 1965; Комарова, 1964; Изюмова, 1958; Ляйман, 1951а; Малахова, 1961; Румянцев, 1966; Шаова, 1969; Шульман, Гроздилова, 1969; Шульман, Богданова, 1969 и др.). Эти наблюдения показывают, что весенние и летние повышения численности дактилологирусов связаны с повышением температуры воды. Естественно ожидать, что ведущая причина этих изменений — температурный фактор. Влияние температуры на развитие яиц и личинок *in vitro* неоднократно исследовалось (Бауэр, 1959; Изюмова, 1956, 1969; Ляйман, 1951б; Мусселиус, 1973).

В нашу задачу входило экспериментальное изучение влияния температуры на дактилологирусов, живущих на хозяине. Работа велась на базе Института биологии внутренних вод. Использовалась та же методика, что и в предыдущих работах (Куперман, Шульман, 1972). Для экспериментов брали лещей, выловленных в Рыбинском водохранилище в январе—феврале, марте и октябре. Этих лещей помещали в аквариумы с более высокой, чем в природе, температурой (от 10—12 до 16—17°). Лещей, выловленных в июне—июле, помещали в аквариумы с более низкой, чем в природе, температурой (8—10°). В первой группе опытов участвовало 22 леща, контролем служило 36 лещей; во второй — 9 лещей, контроль — 28.

На лещах Рыбинского водохранилища паразитирует 4 вида дактилологирусов: *Dactylogyrus auriculatus*, *D. wunderi*, *D. falcatus* и *D. zandti*. Последний очень малочислен, поэтому он во внимание не принимался. В условиях водохранилища мы наблюдали типичную для средней полосы картину динамики численности дактилологирусов с наименьшей численностью зимой, наибольшим подъемом ее в мае—июне и довольно резким спадом в июле (рис. 1). Второго подъема численности осенью, который обычно имеет место на юге и иногда наблюдается в теплые годы в умеренной полосе, мы не наблюдали.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

В первой серии опытов помещали лещей, выловленных в январе—феврале и марте (в природе температура воды около 0°) и в октябре (в природе температура воды от 8.4 до 5.4°) в аквариумы с температурой воды

Средняя интенсивность заражения леща
дактилологиусами в опыте и в природе (контроль)

		Темпера- тура воды	Количе- ство дней	Количе- ство рыб	<i>Dactylogy- rus auricu- latus</i>	<i>D. wun- deri</i>	<i>D. fal- catus</i>
Январь—февраль	Опыт	10—12	6—12	8	23	11.5	27.2
		14—15	18—20	3	27	13	33.6
Март	Опыт	16—17	26	2	115	20	50 *
	Контроль	0.0—1.6	—	14	4.3	1.2	2.6
Октябрь	Опыт	7—9	9—13	6	18	10.7	17.2
	Контроль	0.0—1.6	—	6	10.8	7	9
	Опыт	13	10—12	3	24	13	5.4
	Контроль	8—5.4	—	16	0.5	2.5	3.0

* На обоих лещах найдено еще 120 личинок.

7—9, 10—12 и 14—16°. Продолжительность опытов от 6 до 26 дней (см. таблицу). Во всех случаях происходили активация гонад (яичник, семенники, простата, желточник — хорошо развитые) и размножение червей, которые встречаются на разных стадиях развития — от личинок до яйцекладущих особей.

При этом, чем выше температура и продолжительнее срок опыта, тем интенсивнее размножение и соответственно выше зараженность леща. Между тем поздней осенью, зимой и ранней весной заражение лещей

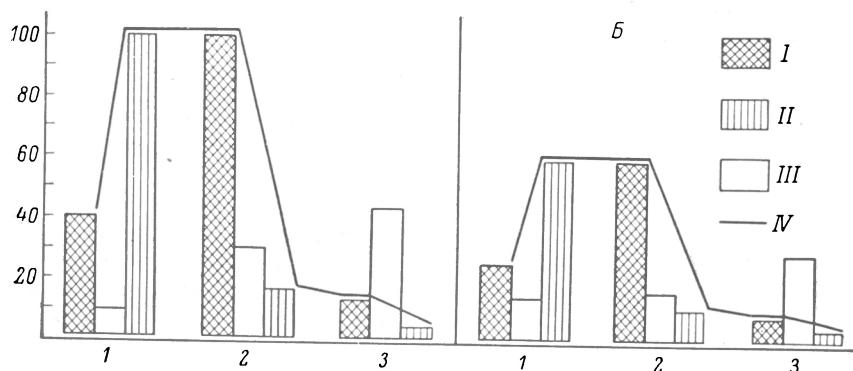


Рис. 1. Влияние низких температур на численность дактилологиусов.

A — *Dactylogyrus falcatus*, B — *D. wunderi*. Сроки постановки опыта: 1 — с 21 мая по 9 июня, 2 — с 1 июня по 26 июня, 3 — с 5 июля по 22 июля. I — контроль до начала опыта, II — контроль после опыта, III — опыт, IV — кривая динамики численности дактилологиусов в природе.

в природе невелико, и все черви находятся в неактивном состоянии: яичник и семенники совсем не видны, семеприемник, простата и желточники заметны слабо. Это наблюдалось при контрольном вскрытии рыб, взятых непосредственно из водоема. Об этом же свидетельствуют данные всех авторов, исследовавших сезонные изменения численности дактилологиусов. Наши данные согласуются со всеми предыдущими исследованиями по влиянию температуры на дактилологиусов (Мусселиус, 1973), а также с данными Лосевой и Гуркиной (Лосева, 1974; Лосева, Гуркина, 1974), проделавших аналогичные нашему опыты над плотвой и густерой. Таким образом, влияние повышения температуры на развитие дактилологиусов и на повышение их численности не вызывает сомнений.

Однако в природе после повышения численности дактилологиусов всегда наблюдается ее снижение, которое происходит еще при высоких

летних температурах. Следовательно, в этих случаях прямое воздействие повышенных температур на численность дактилигирусов исключается.

С целью выяснения причин этого явления мы провели еще ряд опытов. Лещи, выловленные в мае, т. е. при подъеме численности дактилигирусов, в июне — в момент ее наивысшего подъема, а в июле — в начале ее спада, были помещены в аквариумы с более низкой ($7-10^{\circ}$), чем в природе, температурой. Для контроля мы обследовали лещей, взятых из природы, в начале и в конце опыта. В опытах, поставленных в мае, повышение численности паразита, имеющее место в природе, тормозится. В природе в это время численность дактилигирусов больше, чем в опыте. В опытах, поставленных в июне, когда в природе начинается спад численности этот спад задерживается, и численность дактилигирусов на опытных лещах выше, чем таковая из природы в конце опыта. В июле, когда численность дактилигирусов в природе падает, в опыте происходит ее нарастание (рис. 1). Это справедливо для *D. wunderi* и *D. falcatus*. Несколько иначе ведет себя в этих условиях *D. auriculatus*. Понижение температуры в мае не снижает темп нарастания его численности: интенсивность заражения лещей в опыте такая же, как в природе в начале эксперимента, и несколько выше, чем в конце. В июне и в июле наблюдается увеличение численности *D. auriculatus* по сравнению с контролем в начале и в конце опыта (рис. 2). У *D. wunderi* и *D. falcatus* такая картина наблюдается только в опытах, поставленных в июле.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов с *D. wunderi* и *D. falcatus*, поставленных в мае, не противоречат представлению о влиянии температуры на развитие дактилигирусов: оно замедляется при более низких температурах. Однако данные опыта, поставленного в июле, противоречат этому положению уже потому, что в природе при температуре в 2 раза более высокой (около 20°), чем в опыте ($7-10^{\circ}$), идет снижение численности, а в опыте — повышение. Можно было бы предположить, что высокие летние температуры неблагоприятно действуют на ход развития червей. Опыт Мусселиус (1973), поставленный на базе рыбного хозяйства ВНИПРХ, опровергает это предположение.

Из него видно, что летние высокие температуры не ограничивают размножения дактилигирусов, в то время как осенние низкие температуры замедляют его темп. Однако, если бы дело было только в температуре, то достигнутая в разгар лета численность червей в летнее же время не падала бы: в каждой партии рыб, подсаженной в зараженный пруд, после заражения наступал спад.

Это заставляет предположить, что на регуляцию численности дактилигирусов влияют еще какие-то факторы. Наиболее естественно думать, что сам организм рыбы оказывает какое-то сопротивление заражению паразитами. Но если сопротивляемость организма рыбы оставалась бы неизменной в течение всего года, то кривая изменения численности дактилигирусов полностью бы соответствовала сезонным изменениям температуры воды. Однако в природе этого не наблюдается.

Известно, что организм рыбы как пойкилотермного животного чутко реагирует на изменения внешней среды, в частности и температуры. Очень быстро изменяется картина крови, которая в общем отражает физиологическое состояние рыбы. При повышении температуры повыша-

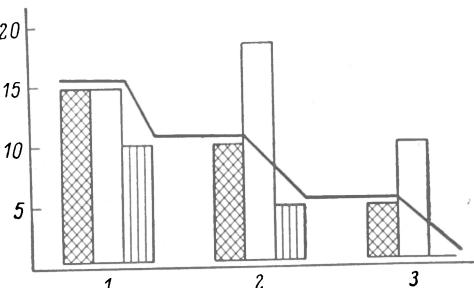


Рис. 2. Влияние низких температур на численность *D. auriculatus*.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ется также и общий уровень обмена веществ, что отражает темп дыхания рыбы (Винберг, 1956). Шульман (1972) указывает, что у рыб имеются сезонные ритмы, обусловливающие их годовые циклы, на которые влияет главным образом температура. В связи с этим основная жизнедеятельность рыб (созревание, рост, накопление энергетических запасов) связана с теплым временем года.

Таким образом, основная активность рыбы падает на летние месяцы, что связано с ее высокой активностью и интенсивным питанием при высокой температуре. Эти данные хорошо согласуются с данными, показывающими, что повышение температуры способствует увеличению общей резистентности рыб и, в частности, выработке у них иммунитета (Владимиров, 1971; Гончаров с соавт., 1972; Куперман, Шульман, 1972; Лукьяненко, 1971; Harris, 1972; Kennedy 1970; Kennedy, Walker 1969, и др.).

Исходя из этих представлений данные, полученные Мусселиус (1973), можно объяснить влиянием температуры (при размножении паразитов и нарастании численности) и приобретенного иммунитета при спаде численности. При этом в начале лета спад идет более плавно, так как летняя температура не только поддерживает иммунитет, но и способствует размножению червей. В этом случае иммунитет сдерживает и подавляет развитие дактиологиurusов, что приводит в конце концов к минимальной их численности. При заражении стерильных рыб в середине лета (2-я и 3-я посадки) температура еще некоторое время высокая, размножение паразитов идет быстро. Одновременно развивается иммунитет у рыб, но к этому времени падает температура и вместе с ней способность дактиологиurusов быстро размножаться. К этому добавляется действие приобретенного иммунитета, и кривая численности резко падает. При осенних посадках спад температуры лимитирует повышение численности дактиологиurusов. Соответственно не происходит и выработка иммунитета.

Таким же образом можно интерпретировать полученные нами данные. Здесь все зависит от того, в какое время поставлен эксперимент. В мае, когда под влиянием повышения температуры численность дактиологиurusов нарастает, а иммунитет еще не выработался, в опыте под влиянием более низкой температуры происходит снижение темпа нарастания численности. В начале июня, когда численность дактиологиurusов наиболее высокая и в дальнейшем в природе происходит ее спад, низкие температуры в опыте приводят к торможению темпа снижения численности, так как ослабляют действие выработанного иммунитета. В июле, когда численность паразитов сильно падает под влиянием выработанного приобретенного иммунитета, пониженная температура в опыте ослабляет иммунные свойства организма. Но, так как заданная нами в опыте температура недостаточно низка, чтобы полностью остановить развитие паразитов, размножение их по сравнению с природой более интенсивно; в этом случае наблюдается повышение численности.

В свете этих данных становится понятным увеличение численности моногеней в условиях искусственной зимовки сеголетков карпа при 7–8°, когда уже возможно развитие моногеней (Акимов, 1974). Активность рыб при отсутствии нормального питания привела к истощению рыбы, снижению резистентности ее организма, что создало возможность размножения паразитов и резкого увеличения их численности.

Также становится понятным не совсем обычное изменение численности *D. auriculatus* в опыте. В природе размножение этого холодолюбивого паразита начинается раньше, чем у других видов, уже в марте. Увеличение численности продолжается и в мае. В это время температура воды для него, по-видимому, оптимальна, а ответная иммунологическая реакция хозяина еще не выработалась. Даже в начале июня уменьшение его численности очень незначительно. Тем резче по сравнению с другими видами она падает к концу июня, когда к воздействию слишком высоких для данного вида температур добавляется иммунологическая реакция хозяина. Соответственно и в опыте при пересадке хозяев в более холодную воду в мае у *D. auriculatus* не происходит снижения численности, так как

заданная в опыте температура ($7-10^{\circ}$), по-видимому, оптимальна для этого паразита, а иммунологическая реакция хозяина еще не выработалась.¹ В июне и в июле при пересадке в холодную воду происходит даже значительное повышение численности *D. auriculatus*. Здесь к снижению иммунологических свойств хозяина добавляется также благоприятная для размножения данного вида температура.

Таким образом, если температура находится в пределах оптимума для данного вида, она не снижает темп размножения и нарастания численности до выработки иммунитета, если же температура ниже оптимума, она снижает численность дактилологирусов и до выработки иммунитета.

Действие повышения температуры на дактилологирусов может быть прямым, что ведет к повышению их численности, и опосредованным —

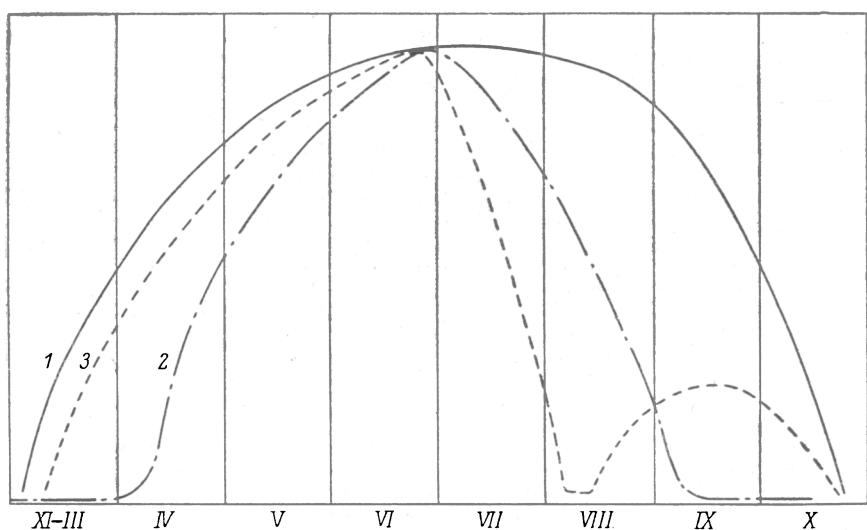


Рис. 3. Общая схема взаимозависимости температуры воды, резистентности организма рыбы и численности дактилологирусов в процессе сезонных изменений климата.
 1 — температура воды, 2 — резистентность организма рыбы, 3 — численность дактилологирусов.
 По оси абсцисс — месяцы.

повышение общей резистентности организма хозяина и ответная его иммунологическая реакция на гиперинвазию, — что способствует снижению численности паразита. Это можно изобразить в виде схемы (рис. 3). На схеме показано, как повышение температуры, воздействуя на организм рыбы и паразита, вызывает, с одной стороны, развитие и размножение дактилологирусов, с другой — повышение резистентности организма хозяина. Поскольку последнее несколько запаздывает, происходит заметный, но сравнительно кратковременный подъем численности паразитов. Ответная реакция рыбы на гиперинвазию вызывает снижение численности дактилологирусов. Если при прекращении действия иммунологической реакции организма еще сохраняется оптимальная для размножения дактилологирусов температура, происходит новый подъем их численности. Если же температура к этому времени снизилась, второго нарастания численности не происходит. Сложное взаимодействие этих противоположно направленных процессов, некоторое несовпадение их во времени и создает такую, на первый взгляд, противоречивую картину сезонной динамики численности дактилологирусов. По-видимому, такая регуляция численности способствует определенному равновесию в системе паразит—хозяин, что в свою очередь повышает устойчивость этой системы в целом.

¹ Она, по-видимому, вырабатывается не на каждый вид моногеней, а на все виды, паразитирующие на леще.

Л и т е р а т у р а

- А кимов Ю. А. 1974. Влияние зимовки в искусственных условиях на физиологическое состояние сеголетков карпа. Рыбное хоз., № 4 : 13.
- Б ауер О. Н. 1959. Экология паразитов пресноводных рыб. Изв. Гос. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, М.-Л., т. 49 : 5—185.
- В инберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: 3—252.
- В ладимиров В. В. 1971. Иммунитет у рыб при дактилопирозе. Паразитолог., 5 (1) : 51—58.
- Г ончаров Г. Д., В ладимиров В. Л., М икро к ов В. Р. 1972. Иммунитет у рыб. В кн.: Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. «Наука», М. : 79—96.
- И зюмова Н. А. 1956. Материалы по биологии *Dactylogyrus vastator* Nybelin. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, 16 : 239—244.
- И зюмова Н. А. 1958. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь). Тр. Биол. станции «Борок» АН СССР, 3 : 384—398.
- И зюмова Н. А. 1969. О биологии и специфичности *Dactylogyrus chranilovi* Bych. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, 24 : 128—132.
- К ашковский В. В. 1965. Паразитофауна рыб Ириклинского водохранилища. Автореф. канд. дис. Л. : 1—17.
- К омарова Т. И. 1964. Сезонная динамика гельминтофауны некоторых видов рыб дельты Днепра. Проблемы паразитологии, т. 3 : 90—104.
- К упреман Б. И., Шульман Р. Е. 1972. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов леща и щуки. Вестник ЛГУ, 3. Биология, вып. 1 : 5—16.
- Л осева Т. Г. 1974. Экспериментальные исследования влияния температуры на паразитофауну густеры. Инф. бюлл. Инст. биол. внутр. вод, 19 : 48—51.
- Л осева Т. Г., Г уркина Р. М. 1974. Сезонные изменения паразитофауны плотвы и густеры оз. Верхнее Врево Ленинградской обл. Тез. докл. Всесоюzn. совещ. по болезням и паразитам рыб : 146—149.
- Л укьяне нко В. И. 1971. Иммунобиология рыб. «Пищевая промышленность», М. : 1—363.
- Л яйман Э. М. 1951а. Сезонная зараженность карпа паразитами. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 4 : 197—204.
- Л яйман Э. М. 1951б. Влияние температуры воды на размножение *D. vastator*. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 4 : 190—196.
- М алахова Р. П. 1961. Сезонные изменения паразитофауны рыб некоторых озер Карелии (Кончезеро). Тр. Карельского филиала АН СССР, т. 30 : 55—78.
- М усселиус В. А. 1973. Паразиты и болезни растительноядных рыб дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР. Тр. Всесоюzn. научно-исслед. инст. пруд. рыбн. хоз-ва, т. 22 : 4—130.
- Р умянцев Е. А. Экологическое исследование паразитофауны ряпушки и плотвы озер системы Куйто (Карельская АССР). Автореф. канд. дис., Л. : 1—17.
- Ш аова Н. Д. 1969. Паразитофауна рыб бассейна реки Кубани. Автореф. канд. дис., Л. : 1—25.
- Ш ульман Г. Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. «Пищевая промышленность», М. : 1—36.
- Ш ульман Р. Е., Б огданова Л. К. 1969. Паразитофауна локальных стад рыб озера Селигер. В кн.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер, Л. : 137—167.
- Ш ульман Р. Е., Г роздилова Т. А. 1969. Изменение паразитофауны некоторых рыб оз. Селигер в следующие друг за другом годы. В кн.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер, Л. : 167—200.
- Н аггис J. E. 1970. Precipitin production by chubb (*Leuciscus cephalus*) to an intestinal helminth. J. Parasitol. 56 : 1035.
- К еннеди C. R. 1970. The population biology of helminths of British fresh water fishes. In: Aspects of Fish Parasitology : 145—169.
- К еннеди C. R., W alk er P. J. 1969. Evidence for an immune response by dace *Leuciscus leuciscus* to infection by the Cestode *Caryophyllaeus laticeps*. J. Parasitol., 55 : 579—582.

EXPERIMENTAL STUDIES OF THE FACTORS
AFFECTING THE REPRODUCTION AND ABUNDANCE
OF DACTYLOGYRIDES OF THE BREAM

B. I. Kuperman, R. E. Shulman

S U M M A R Y

Experiments conducted have shown that water temperature can affect dactylogyrids in two ways. From one hand, the direct influence stimulates the development and reproduction of the parasites that results in the increase of their abundance. From the other hand, the indirect effect can take place. The rise in the temperature increases the general resistance of the fish organism and favours the formation of immunological reaction to hyperinfection that causes the further fall in the parasite abundance. Thus, the seasonal dynamics of the abundance of dactylogyrids depends on the complex interaction of these two factors.
